第9卷 第5期 昆虫学报 Vol. IX, No. 5
1959 年10月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA October, 1959

东亚飞蝗生殖的研究：去势和交尾在生理上的效应*

郭 郛
（中国科学院昆虫研究所）

一、前 言

在高等脊椎动物中，已有充分实驗根据，証明生殖腺是重要的內分泌器官之一，能分泌性激素而影响有机体的某些器官机能与发育。但在昆虫中，有无性激素的存在，至今尙缺少肯定的結論。許多实驗結果表明，昆虫內生殖器官的摘除（人工去势），对昆虫的性行为及第二性征的发育毫无影响。例如在舞毒蛾 *Lymantria* (Oudemans, 1899; Meisenheimer, 1904)、家蚕 *Bombyx mori* (Kellogg, 1904; Hamasaki, 1932)、蟋蟀 *Gryllus* (Regan, 1910)、沙蝗 *Schistocerca* (Husain & Baweja, 1936)、*Polistes* (Deleurance, 1948)、*Gastropacha*、*Oxya*、*Euproctis* (Meisenheimer, 1904) 等昆虫去势后皆系如此。除去上述由胚后发育期施行手术所得結果外，Geigy (1931)用紫外綫照射果蝇 *Drosophila* 卵胚胎发育期中的极細胞，以致未来生殖細胞完全不能发育情况下，成虫的性征也不受影响。

最近十余年內昆虫內分泌研究进展很快，但 Hanström (1939)、Scharrer(1948、1953)、Pflugfelder (1952)、Buddenbrock (1950)、Wigglesworth (1954)、Bodenstein (1954)等綜述了前人的研究工作，結論仍然是未能肯定昆虫生殖腺有无內分泌作用。作者在近三年內(1955—1957) 进行了东亚飞蝗生殖腺（有时包括性附腺）的摘除实驗，观察飞蝗成虫期在生殖腺摘除后有何特异表現，以便进一步了解生殖腺有无內分泌作用；并将去势后雄蝗与正常雌蝗交尾，观察卵巢发育以及产卵等。同时研究交尾刺激的传递途徑等問題。

二、材料和方法

东亚飞蝗系在北京室外飼养，所用虫籠由鉄紗制成，大小約 50×50×50 厘米。每籠放入一定数目的跳蝻，以玉米作主要飼料。

在5龄跳蝻期或羽化1—2日成虫进行生殖腺摘除手术。先将蝗虫放在乙醚麻醉器內，历时5—15分鈡，使其麻醉。在虫体腹側5—6节之間用 1/1000 $HgCl_2$ 消毒，用剪刀剪开一口，再用細鑷子仔細取出生殖腺，伤口用石蜡封好。經手术后的蝗虫宜善加照顧，所用剪刀等器械均事先消毒。去咽側体手术見作者另一报导。

* 本試驗承欽俊德先生指导并审閱全文，刘崇乐先生修改文稿，特此一併致謝。

三、去势对于性行为、体内储存物、以及性附腺发育的影响

东亚飞蝗雌虫的生殖系統包括一对輸卵管、卵巢(頂端为附腺)、受精囊及其通至阴道的受精囊管,以及許多排列在輸卵管內側的卵小管。雄蝗有一对互相并攏的睾丸、輸精管、一个儲精囊、以及互相纏繞的两种性附腺。卵巢及睾丸均位于腹部消化道的背面,而雌雄性附腺均在消化道腹面。故进行去势时,不能伤害消化道。

在正常飼养情况下,雌蝗在羽化后7—10天即进行交尾,雄蝗在羽化后5天內即表現交尾活动。交尾后7—10天雌蝗可产下第一块卵块,以后每隔4—8天产卵一次。

为了观察正常与去势蝗虫有无差异,故进行性行为(主要以交尾活动来判别)、体內脂肪及体液以及性附腺外形发育的比較。

1. 交尾　飞蝗的交尾甚易判别,到了性成熟期,雄蝗跃登雌蝗背上,捆抱雌蝗,雄蝗将腹部弯在雌蝗腹側下方,将雄外生殖器插入雌蝗腹端外生殖孔中。

在观察生殖腺摘除后对交尾影响的試驗中,有的将生殖腺及性附腺一并摘除,有的只移去其中的一种。下表系用羽化1—2日成虫作材料,进行去势,待創伤恢复后,即放入同数、同年龄的异性蝗虫。結果如下:

表1　成虫去势后交尾的狀况

类　　别	性　　别	累　計　个　数	交尾状况:(+)交尾,(−)不交尾
摘去卵巢	♀	120	+
摘去睾丸	♂	150	+
摘去性附腺	♀	50	+
摘去性附腺	♂	50	+
摘去卵巢及性附腺	♀	20	+
摘去睾丸及性附腺	♂	20	+
正常对照	♀×♂	150	+
創伤对照	♀×♂	40	+
摘去部分卵巢	♀	50	+
摘去部分睾丸	♂	50	+

从数年多次試驗証明,在羽化后1—2日成虫摘去生殖腺或性附腺,对雌、雄交尾的性行为并无影响。摘去部分的卵巢或睾丸的蝗虫,同样地有交尾的动作。經过手术处理后飞蝗的交尾前期,較正常的略迟,这大概是由于創伤的影响。去势后蝗虫的交尾次数也无特异現象。

除了进行成虫去势的試驗外,同时也将5龄蝗蝻的生殖腺摘去,待羽化后观察其交尾情况。結果如下:

表2　5齡蝗蝻去势后交尾的狀况

类　　别	龄　　期	性　　别	累　計　蝻　数	蜕皮后虫态	交　尾　状　况
摘去卵巢	5	♀	80	成虫	+
摘去睾丸	5	♂	80	成虫	+

从这些結果表明，5 龄蝗虫摘去生殖腺后，再蜕一次皮仍变为成虫，隔一定时間后同样地有交尾活动。摘去生殖腺的飞蝗，羽化期較正常对照稍为向后延迟数日。由此可知，飞蝗生殖腺摘去后，并不改变随后的发育及交尾活动。

2. 摘去生殖腺后飞蝗体重增长的变化 依据数年的观察及試驗，正常生长的飞蝗及摘去咽侧体的雌蝗，自羽化后体重皆有逐步增长的趋势。所不同的是前者卵巢能生长发育，到了产卵期，体重因产卵而稍有減輕，随后又向上增加；而后者卵巢不能生长发育，但脂肪体有过分长大的情况，体重只增加到某一程度后，始終保持不增不減状态，直到死亡。飞蝗生殖腺摘去后，体重是否增长？增长情况与上述两者有无差异？作者用 5 龄及成虫摘去生殖腺，比較体重增长与正常生长的体重有无异同。在三年重复数次試驗中，均发現摘去生殖腺的雄蝗，不論交尾与否，体重增长方面与正常雄蝗并无差异。但在摘去卵巢的雌蝗方面，体重增长表現頗为特殊。正常雌蝗在羽化后 15 天(交尾 7 天后)体重可达 2 克以上，产去卵块后体重又下降到 2 克以下，但 3、4 天后体重又恢复到 2 克，如此循环上下，始終保持一定水平。摘去卵巢的雌蝗，遇到雄蝗仍有交尾活动，但其体重逐漸随年龄而增长，統計去势后交尾的雌蝗，在羽化 2 月后，体重可达 3 克，个别的可达 3.2 克，这一数据超过数年内正常雌蝗体重的記录。另外，在試驗进行中均以孤雌生殖的雌蝗体重增长作比較，而这一类雌蝗体重增长非常緩慢，30—50 天以后方达到 2 克，开始产卵。去势雌蝗到了生活后期，身体臃肿肥厚，腹部特别膨大，解剖后体內充满了黄色体液。去势雌蝗如不与雄蝗交尾，在体重增长方面就不及去势又交尾的那样多。从这些試驗証明卵巢本身对体重增长的影响較少，在缺乏卵巢而获得交尾机会时，体重增加較同年龄正常而交尾的特多。更可惊异的，摘去生殖腺后，在体重增长方面仍表現雌雄性别的特异性。并且，仅仅交尾的刺激，对体重增加有显著的影响。

去势后雌蝗在生活期間取食及其他活动习性与正常的并无差异。寿命方面也不現出特异的情况。只是雌蝗身体肥大，雄蝗体表顏色現黄。

去势雌蝗新鲜体重的变化与正常的及孤雌生殖的比較如图 1。

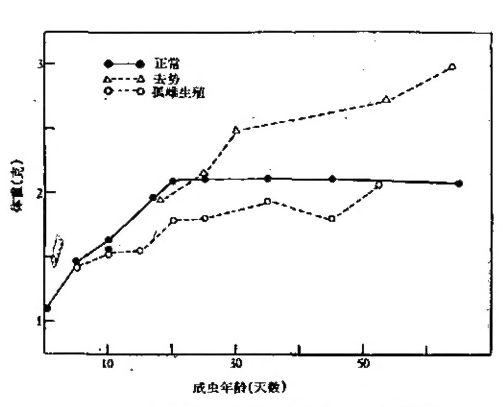


图 1 去势雌蝗和正常雌蝗及人工強迫孤雌生殖的体重比較

除去比較新鲜体重方面的变化外，还比較了身体干重的变化有无不同。一方面观察身体干重的增长，另一方面还比較身体的含水量，以便了解去势雌蝗的水分代謝与正常的是否表現出差异。将去势的、正常的、孤雌生殖的雌蝗依年龄不同，取出一定头数，称取新鲜体重后，放入干燥箱中烘干，求得其干重。結果比較如图 2。

所得結果表明去势后交尾的雌蝗身体的干重亦有增长情况。例如生长到 64 天的去势交尾雌蝗，平均干重可达 1 克以上。去势雌蝗体內含水量不論年龄，始終保持在65％左右，并无特别变化。但同年龄的正常雌蝗，平均干体重只有 0.7 克，孤雌生殖的体重变化同正常的近似。后两者体內含水量皆 60—65％之間，三者距离非常接近。这样就初步証明去势交

尾的雌蝗身体干重皆較同年龄正常交尾的及孤雌生殖的为高，而水分代謝并无差异。

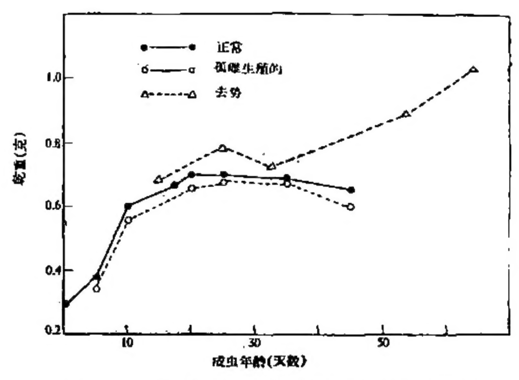


图2　东亚飞蝗去势后体干重与正常的及強迫孤雌生殖的雌蝗体干重的比較

3. 去势对脂肪体及体液的影响　大多数昆虫的脂肪組織成网状分散于身体各处，本身形状既不十分規則，又复厚薄不一，往往不易計量，东亚飞蝗的脂肪組織也是如此。作者在另一試驗中証明：摘除东亚飞蝗咽側体后，能引起雌蝗脂肪組織在外表上有过分长大的現象，并且在組織切片上脂肪組織也表現出一定的过分长大的构造。但去咽側体后的体液較少，顏色近透明。东亚飞蝗經人工去势后脂肪組織及体液方面的变化与正常的及去咽側体的大为不同。Pfeiffer (1945)、Bodenstein (1953) 比較蝗虫 *Melanoplus* 与大蜚蠊 *Periplaneta* 的脂肪組織时，人为地分为几个等級。这种主观地計量估計是有一定的差异性，但仍不失为較好方法之一。在这一試驗中也应用这种方法。在羽化数日内雌蝗的脂肪組織逐漸蓄积物質，級数是＋＋或＋＋＋級。到了交尾期脂肪組織增大到＋＋＋或＋＋＋＋級。此时卵巢內卵母細胞已沉积了一部卵黄。到了产卵期，卵母細胞已发育成行将产出的卵粒，此时脂肪組織又轉为"瘦薄"，恢复到＋＋或＋級之間。飞蝗产下卵块后1、2日內脂肪体組織迅即上升到＋＋＋＋級。但随卵巢发育而下降到＋＋級或＋級，如此往复循环。值得注意的，去势雌蝗无产卵可能，脂肪組織是身体內儲藏物質重要器官之一，但解剖不同年龄的去势雌蝗，我們均发現脂肪組織均在＋＋或＋級，脂肪組織非常"瘦薄"。年龄愈大、愈到生活后期脂肪組織只剩下"薄片"，悬浮在穠黄的体液中。

在体液方面变化，去势雌蝗的体液的顏色及含量也表現出特异性。去势雌蝗的体液，尤其到了年龄老大时，充满了体腔，稠厚，浓黄色。而正常的体液透明，黄色。去势雌蝗年龄較老时，此种特征更为明显。有时将腹部"胀大"，現出特异外表，以致雌蝗身体臃肿肥厚，腹部延长。体液內有数量較多的白色脂肪小球。

作者在摘除咽側体与卵巢发育的观察中，发現脂肪組織在去咽側体的成虫的生活后期仍显出非常肥厚，鑑定其級別当在＋＋＋＋＋級左右，似过多地儲藏了物質。作者还观察到去势又去咽側体的脂肪組織，更是异常肥厚，級别属于＋＋＋＋＋以上。而二者体液均是稀薄、透明，同正常的一样。

从这些試驗結果来看，去势后雌蝗的脂肪組織非常"瘦薄"，体液浓黄、稠厚，而正常的脂肪組織表現出一定变化，体液透明。去咽側体的脂肪組織非常"肥厚"，体液并无特异表現。这些現象均与体內营养物質的貯藏与轉化有关。

4. 去势对性附腺发育的影响　作者在另一試驗中已証明雌雄蝗虫性附腺的发育皆受咽側体分泌激素的影响。但是否因生殖腺发育遭受阻碍后以致性附腺不能发育？还是咽側体激素直接影响性附腺而不經过生殖腺？故将雌雄蝗虫生殖腺在5龄或羽化1、2日內摘除，而不触及性附腺，以便在一定时間內观察去生殖腺后体內性附腺的发育状况。正常雌雄蝗虫性附腺在羽化后皆継續长大，到羽化6、7日內方停止生长发育。去咽側体雌、雄

表3 飛蝗体內脂肪組織的变化

类别	年龄	个数	脂肪級別	体液
正常雌蝗	羽化后1天	10	+	顏色透明
正常交尾雌蝗	羽化后7天	10	+++	”
正常交尾雌蝗	羽化后7天	8	++++	顏色透明,淡黃色
正常交尾产卵雌蝗	羽化后15天	10	++	”
正常交尾产卵雌蝗	羽化后30天	5	++	”
正常交尾产卵雌蝗	羽化后50天	7	++	”
去势雌蝗	羽化后3天	5	+	顏色透明
去势交尾雌蝗	羽化后7天	15	++	顏色带黃
去势交尾雌蝗	羽化后10天	15	+	”
去势交尾雌蝗	羽化后15天	20	+	顏色浓黃
去势交尾雌蝗	羽化后30天	15	+	顏色浓黃,稠厚
去势交尾雌蝗	羽化后50天	20	+	” ,”
去咽側体雌蝗	羽化后15天	3	+++	顏色透明
去咽側体雌蝗	羽化后30天	2	++++	”
去咽側体雌蝗	羽化后50天	2	+++++	”
去咽側体又去势雌蝗	羽化后50天	1	+++++	”

蝗虫的性附腺皆保留在羽化1、2日内状态,并不发育。在去生殖腺的試驗中,雌、雄蝗虫的性附腺皆継續生长。雌蝗的性附腺本身很多弯曲,不能量出較正确的数值,而雄蝗性附腺形状近方形,故可估計其大小。在外表上,去生殖腺雌雄蝗虫的性附腺皆比同年龄的性附腺为大。例如去生殖腺的雄蝗,生活30天后,性附腺的最长径为14毫米,最闊径为8.3毫米。而同年龄正常的性附腺的最长径是11毫米,最闊径是7毫米。刚羽化的雄蝗性附腺最长径与最闊径分別为8毫米及6厘米,如图3。这可能是生殖腺摘除后,性附腺有更多的发展空間,同时又有大量营养物質供給生长之故。由此看来,性附腺的发育是与生殖腺无关,而是受激素直接影响的。



图3 去生殖腺后雄性附腺与正常对照及刚羽化雄性附腺的比較
1. 去生殖腺后25天雄蝗的性附腺;
2. 刚羽毛雄蝗的性附腺;
3. 同龄(25天)对照。

四、交尾的作用(正常雌蝗与去势雄蝗的交尾)

昆虫的交尾是授精及受精的必經步驟。观察証明在許多昆虫种类中須經过交尾后,卵巢方能发育。作者已証明东亚飞蝗的交尾可促进卵巢发育成熟。正常雌蝗在性成熟期获得交尾后,于羽化后15天即可产下卵块。而未交尾的

孤雌生殖的雌蝗，羽化 15 天后卵巢尚停留在未发育阶段。平均須 30 日后方能产第一块卵。換句話說,卵的成熟速度較正常的延迟二倍。这些結果令人发生疑問,是否雄蝗生殖腺內有某种物质經交尾而传递与雌蝗，在雌蝗体內发生特殊作用而促进卵巢成熟？还是雌蝗本身具有某种机能經交尾刺激而引起活化，以致促使卵巢发育？在飼养时观察到东亚飞蝗的交尾,雄蝗传递給雌蝗一个包被精子的精珠。故在正常交尾情况下,实际上同时完成两种作用：在雄蝗方面来講,交尾包括一个交尾动作(抱持、交尾等)及一个授精作用(包括传递精珠及精子)；在雌蝗方面,交尾包括一个交尾动作及儲精作用以及卵成熟时完成受精作用。在以前的研究中,东亚飞蝗在卵巢发育初期即能交尾,但未成熟卵的受精可能性較少。虽然雌蝗在卵未成熟前的交尾,不是与卵受精作用同时发生,但在正常交尾情况下,不能将交尾动作与授精作用(或儲精以及将来的受精作用)截然分开。故将雄蝗的睾丸有时連性附腺一并摘除。对創伤恢复或羽化后，放入同龄正常雌蝗。以便观察仅有交尾动作的机械刺激作用,对卵巢的发育成熟有何影响。在試驗中特别比較了产卵前期、产卵块数、粒数、孵化率、幼蝻性别等。

在这一試驗中观察到仅摘除睾丸的雄蝗,在交尾时仍发現有"假精珠"的传递,但連性附腺一并摘除的雄蝗,交尾时并未观察到精珠的出現。由此看来,雄性附腺是生成精珠的器官(除精子而外)。

1. 产卵前期　正常交尾雌蝗的产卵前期，自羽化之日起計算,是 15—20 日；如以交尾之日計算,就在交尾后 7—10 日产下卵块。而孤雌生殖不交尾雌蝗的产卵前期則比較延迟，平均 30 日以上。去势雄蝗与正常雌蝗交尾后，雌蝗仅受到去势雄蝗的抱持与机械刺激,并无传递精珠或精子作用，但产卵前期同正常的非常接近，而与孤雌生殖的相差显著。今将二年內累計結果列于表 4。除正常雌雄交尾及孤雌生殖全数合併飼养外，去势交尾試驗皆分别成对飼养。

表 4　正常雌蝗与去势雄蝗交尾后的産卵前期

年代	类　　别	累計雌雄数	羽化后天数					
			15天以前	16—20	21—25	26—30	31—35	36—40
1955 年	去睾丸♂	4♀×4♂	3	1	0	0	0	0
,,	去睾丸及性附腺♂	8♀×8♂	6	2	0	0	0	0
,,	去性附腺♂	16♀×16♂	16	0	0	0	0	0
,,	正常♂	10♀×16♂	10	0	0	0	0	0
,,	孤雌生殖	10♀	0	0	0	1	5	4
,,	乙醚麻醉♂	14♀×14♂	9	4	0	0	0	0
1956 年	去睾丸♂	30♀×30♂	0	18	8	—	—	—
,,	正常♂	20♀×20♂	2	15	3	0	0	0
,,	孤雌生殖	14♀	0	0	0	3	4	7

从上列結果可以很清楚地看到,正常雌蝗与去势雄蝗交尾后,雌蝗的产卵前期与正常的交尾并无不同，但与不交尾而产卵的孤雌生殖的产卵前期有区別。这就証明仅仅交尾活动的机械刺激是促进卵巢发育的重要因子，这种外界刺激因素一定引起蝗虫体內的內在的因子活化,使卵巢发育过程照常进行。

除产卵前期的观察外，还注意了一部分雌蝗的产卵間距，卽产出卵块的相隔时間，这样可以推算卵块的成熟速度。作者用10对交尾蝗虫，分别飼养結果看来，正常雌蝗与去势雄蝗交尾后，产卵間隔皆在4—5日之間。这种間隔与正常的并无差异。

2. 产出卵块数、卵粒数及卵的孵化率 試驗时，将正常雌蝗与去势雄蝗成对地分开飼养，并供給新鮮飼料。如集体飼养，則籠内去势雄蝗皆在年龄老大或死亡时，一一解剖检查，以保証手术完善。产下的卵块放在潤湿的土壤中，放在30℃恆温下发育，分别記录出卵粒数、孵出幼蝻数、未孵化卵粒数以及幼蝻性别。

在整个試驗过程中，此类雌蝗所产卵块孵化后，幼蝻均为雌性，并无雄蝗发現。而雌蝗产出卵块数与正常的沒有显著差别。經两年試驗結果均是如此。現将产卵块数列于表5。

表5 正常雌蝗与去势雄蝗交尾后的產卵块数

年代	类别	♀、♂ 数	平均产出卵块数
1955	去势♂×正♀	1♀×1♂	6 块
1955	去势♂×正♀	1♀×1♂	5 块
1955	去势♂×正♀	1♀×1♂	3 块
1955	去势♂×正♀	1♀×1♂	3 块
1955	去势♂×正♀	1♀×1♂	4 块
1955	去势♂×正♀	1♀×1♂	4 块
1956	去势♂×正♀	1♀×1♂	4 块
1956	去势♂×正♀	1♀×1♂	4 块
1956	去势♂×正♀	1♀×1♂	2 块
1956	去势♂×正♀	1♀×1♂	4 块
1956	去势♂×正♀	1♀×1♂	3 块
1956	去势♂×正♀	1♀×1♂	4 块
1956	去势♂×正♀	1♀×1♂	2 块
1956	去势♂×正♀	7♀×7♂	2.5 块
1956	去势♂×正♀	6♀×6♂	4 块
1956	去势♂×正♀	10♀×10♂	3.3 块
1956	孤雌生殖	20♀	3 块
1956	正常♀、♂交尾	10♀×10♂	5 块

从記录中可以看到正常雌蝗与去势雄蝗交尾后，所产卵块平均达4块，最多可产6块，与正常的对照产出卵块数相差不大。因此可以認为授精作用的有无，对雌蝗产出卵块数并无影响。

統計了33块正常雌蝗与去势雄蝗交尾后所产出卵块的孵化率，最高达52%，平均达20%。这与孤雌生殖的平均孵化率只0.3%，差异极大。但也与正常的平均孵化率97%不同。关于孵出幼蝻雌雄性別方面，交尾受精后产出幼蝻性别是雌雄接近。但未受精卵所孵出幼蝻皆为雌性，这是孤雌生殖产卵与去势雄交尾产卵两者相同的地方。

表 6 雌蝗与去势雄蝗交尾后産卵粒数、孵化率及性别

卵块数	总卵粒数	孵出幼蝻数	孵出雌数	孵化率(%)
1	80	38	38	47
1	59	31	31	52
2	85	8	8	9
1	65	3	3	4
1	45	6	6	13
1	52	8	8	15
6	261	85	85	32
2	123	32	32	24
1	58	6	6	10
1	47	3	3	6
5	230	47	47	24
2	120	20	20	16
4	183	18	18	9
2	93	16	16	17
3	107	15	15	14
合計 33	1608	336	336	20

五、腹部中央神經索在卵巢发育中的作用

1. 切断神經索的試驗 交尾动作如何激动蝗虫体内卵巢的发育，以何种方式传递？腹部中央神經索是否在卵巢发育中起传导刺激的作用？故将羽化后雌蝗成虫腹神經节第 2 节与第 3 节之間神經索截断。待創伤恢复后，与正常雄蝗交尾。隔一定时間观察卵巢发育状况。此种神經索切断的蝗虫，生长情况良好，照常交尾。解剖检查神經部分皆生长在体液内，或附着于体壁創口处，或自由地存在。惟后段神經索前端有球状突起，表現神經被切断的状况。同时检查手术后雌蝗的咽側体的大小，并記录交尾与产卵块数。試驗进行一次，用去 10 个雌蝗，成活 5 头。下表記录了切断腹中央神經索后卵巢发育状况。

表 7 飛蝗被切断腹中央神經索后卵巢發育狀況

羽化日	手术日	雌蝗数	处理	检查結果
7月21日	7月26日	10	在腹部 2—3 节間，切断神經索	1. 8 月 4 日，5♀ 活动如常 2. 8 月 4 日，放入 4♂ 3. 8 月 5 日，交尾 4. 8 月 7 日，♀腹部漸膨大 5. 8 月 9 日，1♀重 2.15 克，卵巢发育正常，近产。神經索两端分开，咽側体并无过分长大形状，纵径 384 微米 6. 8 月 9 日，1♀重 2.45 克，卵巢发育正常 7. 8 月 20 日，掘出卵 4 块 8. 8 月 25 日，尙有 2♂、3♀

从上面試驗来看，交尾动作刺激卵巢发育成熟，腹部中央神經索不是主要的传递途径。切断腹中央神經索后，雌蝗照常交尾、产卵，卵巢照常发育，咽側体并不过分长大。作

者曾試驗飞蝗去咽側体后卵巢即不能发育，同这一观察比較参照起来，交尾动作的刺激仍然象是刺激全身感受器，将刺激传入体內，激动咽側体等內分泌中心，释放出一些激素，經由体液轉递，再影响卵巢等器官，促使卵巢发育成熟。

2. 摘除最后腹神經节的試驗　飞蝗的最后腹神經节系腹部中央神經索上最大神經节。将羽化后1—2日雌蝗虫的最后腹神經节摘出，隔若干时日观察交尾、卵巢发育、性附腺发育状况，并检查产卵(观察尾部胶沫是否出現，籠內卵块等)以及体重等。共試驗雌蝗43头，成活9头，手术对照13头。雌蝗被摘去最后腹神經节后，一般的行为与生活現象并无特异之处，惟所排粪粒較正常的約长二倍左右，但往往留在肛門口不易排出。手术对照的(即在腹部同一处用剪剪开，不取出神經节)与正常的无差异。結果列于表8。

表8　摘除最后腹神經節后卵巢的發育狀況

手术后天数	检查个数	交尾	卵巢发育状况	产卵	体重(克)
18	1	+	卵巢发育，卵黄已沉积，紅体出現	—	1.5
22	2	+	卵巢发育良好，卵已长大近6毫米，将近产出。附腺发育正常，阴道中有精珠。神經索切断的一端縮起，輸卵管蠕动	—	1.65,1.85
25	1	+	卵巢发育同上	—	2.45
39	3	+	卵巢发育同上	—	5.5(3个)
60	1	+	卵巢内发育卵聚集在輸卵管內，一側輸卵管內卵黄色，卵长5毫米；另一側卵黄黑色，卵壳扁癟，紅体出現，第2小卵已发育成	—	1.5

从这一試驗結果来看，摘去最后腹神經节后，照常有交尾动作，卵巢照常发育，但已发育的卵不能产出，有被再吸收現象发生。由此可知，卵的发育与最后腹神經节无显著的依賴关系。

六、討　論

(一)

1. 昆虫生殖腺是否能分泌性激素，尚系生物学上悬而未决的重要問題之一。Hanström(1939)、Buddenbrock(1950)、Pflugfelder(1952)、Scharrer(1948,1953)等人总結前人的工作，均未能肯定昆虫在人工去势后对第二性征及性行为有任何决定性影响。作者用东亚飞蝗5龄或羽化成虫进行摘除雌雄內生殖腺、或內生殖腺以及性附腺一并摘除的試驗，經多次重复，皆观察到手术后雌雄飞蝗有交尾的性行为。在身体顏色、寿命、生活状况等方面与正常的并无特殊的不同。在体重增长情况上仍表現出雌雄性的特异性，即去势雌蝗增长較多，去势雄蝗体重并不增长。还有少数去势蝗虫寿命較长，顏色多近綠色。Husain 与 Baweja(1936)观察到沙蝗 *Schistocerca* 生殖腺摘除后，生活状况、寿命、身体顏色、交尾行为等与正常的无异。这两种蝗虫去势結果非常相近。从試驗結果看来，內生殖腺的摘除，对东亚飞蝗性的活动与性的特异性无明显的影响。因此，关于昆虫生殖腺是否分泌性激素尚未能肯定。或許如 Spett (1930)、Buddenbrock (1928) 等所說，昆虫的性激素可能并非由生殖腺所分泌。另一方面，在寄生性去势与膜翅目后蜂有某种物质能抑制职蜂卵巢发育 (Altamann,1950) 等現象，这些可能是解决上述問題的綫索之一。

2. Pfeiffer (1945) 測定去势蝗虫 *Melanoplus* 成虫的水分含量、体干重以及脂肪酸的变化，她所得数据与正常的蝗虫并无过大差异。作者也比較了去势飞蝗成虫的新鮮体重、干重、含水量以及脂肪含量与正常对照的异同。发現去势雌蝗到生活后期身体新鮮重量可达 3 克以上，干重近 1 克，而正常雌蝗年老时最高身体重量保持在 2.4 克，干重 0.7 克。去势雄蝗与正常雄蝗体重并无不同，体重皆在 1 克，干重皆在 0.5 克左右。去势雌蝗体重增长比較显著，这由于正常雌蝗可継續产卵，身体內物質轉化为卵的物質而产出，但去势雌蝗无卵巢，体內物質不能利用，而这些物質在体內不断产生，故逐漸增长体重。

最值得引人注意的，是体內物質的积累与儲藏問題。脂肪組織是飞蝗体內重要儲藏的器官之一。但去势雌蝗的脂肪組織似不儲存大量物質，解剖去势雌蝗时，观察到脂肪組織随年龄增大而逐漸轉成"瘦薄"。但脂肪組織在去咽側体雌蝗体中随年龄增大而逐漸"肥厚"。交尾初期脂肪組織可以看作临时的儲藏仓庫。卵巢发育时，脂肪組織內物質大部分被动用，轉变而成卵巢生长发育所需的原料。而脂肪組織中物質的"动員"与轉化，主要是头部內分泌系統而来的激素起控制作用。飞蝗去势后，雌蝗体內虽然沒有卵巢作为接納者，但头部內分泌系統完整无损，不断地分泌大量激素，不断"动員"脂肪体內預先儲存的物質，或后生成的物質已不适于脂肪組織儲藏，而这些物質皆儲存于体液內。在生活后期的去势雌蝗外表看来，身体"肥厚臃肿"，腹部伸长。体內儲有大量黄色稠浓体液，体液是去势飞蝗儲藏物質的基質之一。去咽側体后，卵巢失去发育能力，脂肪組織仍然是儲藏物質的中心。去势又去咽側体的也是这样，脂肪組織"肥厚"增大，似儲藏更多的物質，更可說明上述現象。今将正常的、去势的、去咽側体雌蝗的体內物質的儲藏中心及物質的轉化途径图示如下：

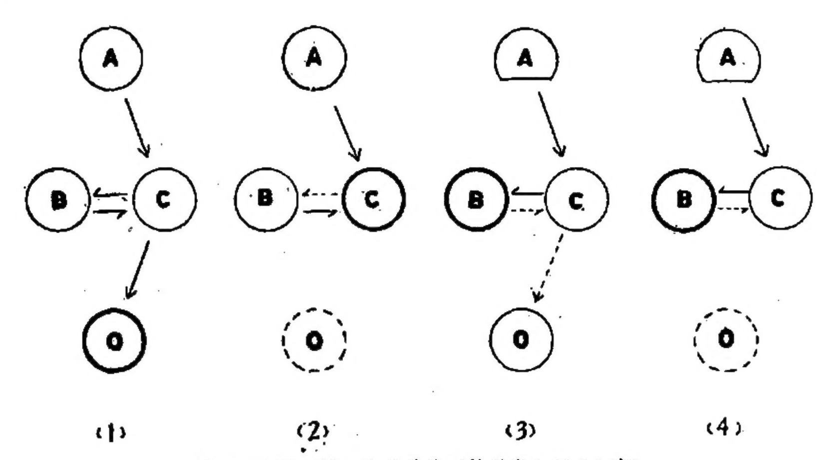


图 4　飞蝗雌性体內营养物質的儲藏与轉化图解.

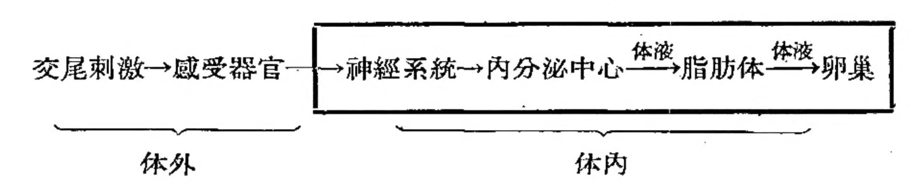
1. 正常的； 2. 去势的； 3. 去咽側体的； 4. 去势又去咽側体的。
A 內分泌中心； B 脂肪組織； C 体液； O 卵巢。
加重黑圈系物質积聚中心。箭头系轉化途径；虚綫箭头系阻塞的途径。
3、4 半环圈表示移去咽側体的內分泌中心； 2、4 的虛綫圈表示移去的卵巢。

3. 許多昆虫性附腺的发育，是直接受激素的影响，并非由生殖腺起媒介作用（参看 Scharrer, 1948）。在这一試驗中观察到去势的飞蝗，无論雌雄，性附腺仍照常发育长大，并且在雄蝗中性附腺有过分长大現象。这些均可說明性附腺是独立地接受激素的作用而发

育成熟，并不通过生殖腺。关于雄性附腺的功能問題：东亚飞蝗正常交尾时，是传递精珠的，在去睾丸雄蝗交尾时，仍有假精珠的释放；但去睾丸及去性附腺雄蝗交尾，就看不到精珠。由此看来，性附腺是生成精珠的主要部分(除精子而外)。

（二）

1. 东亚飞蝗羽化后，雌雄成虫生长 7—10 天左右即可交尾，交尾后 7—10 天（即羽化后 15—20 天）产下第一卵块，以后每隔 4—6 天又产第二卵块，如此継續产卵，直到老死。东亚飞蝗能被強迫进行孤雌生殖，但在这种不与雄蝗交尾情况下，卵巢发育非常迟緩，延长到 30—50 天方产下第一块卵。迟延交尾的雌蝗，卵巢发育也同样延迟，作者認为交尾刺激可促进卵巢的发育成熟。但不能不考虑到交尾究竟对卵巢发育成熟起何种作用？交尾的作用通过何种机制作用而完成？东亚飞蝗交尾完成下列主要作用：①輸送包含有精子的精珠入雌蝗体內(授精作用)；②交尾的动作，对雌蝗产生一些机械的刺激，这包括抱持动作的感觉触覚等刺激以及外生殖器的相互接触；③产卵时的受精作用。在摘除睾丸及性附腺后与雌蝗交尾的試驗中，去势雄蝗只完成交尾动作的刺激，并无授精等作用，这些雌蝗卵巢发育成熟与产卵同正常对照无差异，与孤雌生殖的大不相同。作者認为交尾动作刺激本身是促进卵巢发育成熟的重要因子。作者在另一試驗中証实，东亚飞蝗卵巢发育需要头部內分泌系統（如咽側体）存在情况下方能进行。雌蝗被摘除咽側体后，虽与正常雄蝗交尾，卵巢始終不能发育成熟。由此看来，交尾动作的刺激是首先激动神經內分泌系統，分泌大量激素，才能使卵巢发育，切断腹神經索及摘去最后腹神經节均不影响卵巢发育。这也説明交尾动作的刺激不仅是尾部传向前端才影响卵巢，主要是来自头部的作用而影响卵巢发育。关于交尾动作如何传向体內問題，初步假定先由感受器官导入神經系統，再激动內分泌中心，由体液传递激素的刺激，而对卵巢起作用。刺激的机制作用列下：



2. 切断腹神經索、摘去最后腹神經节均不影响飞蝗交尾、卵巢发育。但最后腹神經节对卵的产出（产卵动作）起控制作用。这些均說明卵巢的发育成熟，不是由于神經性的控制。交尾动作的刺激不仅是神經性由尾向头地传导問題。Norris(1954) 将雄蝗外生殖器用胶带胶住，抱持雌蝗，则雌蝗卵巢迅即发育，这一现象也足以說明上述論証。罗祖玉与作者(1958年)将飞蝗雄性外生殖器官芽摘除，羽化后成虫交尾，雌蝗卵巢照常发育等現象也可解释这一問題。

七、結 論

1. 摘除东亚飞蝗 5 龄或成虫生殖腺、性附腺、割断腹部中央神經索、摘去最后腹神經节等，对成虫交尾性行为无显明影响。

2. 雄蝗去势后体重增加与正常雄蝗无异，但雌蝗去势后体重有过分增长傾向，高于正

常的体重，故生殖腺本身对飞蝗体重增长的性的特异性影响較小。

3. 摘除睾丸后，雄蝗性附腺有增大情况。雄性附腺是制造精珠的器官。雌雄性附腺的发育是直接受到激素的控制，并非由生殖腺作为媒介者。

4. 去势雌蝗脂肪組織并不过分增厚，到了生活后期，反而轉"薄"。体内充滿大量浓黄色体液，以致身体肥厚臃肿，腹部延长。脂肪組織在去势雌蝗体內似失去貯藏物質的功能，体液作为体内物質的保持者。而这些物質的轉运与动員主要由于激素的作用。脂肪組織在去咽側体的雌蝗、去势又去咽側体的雌蝗体内作为一物質主要儲藏者。

5. 正常雌蝗与去势雄蝗交尾后，其产卵前期較孤雌生殖的大为縮短，卵孵化率也提高，但孵出幼蝻皆为雌性。故交尾动作是先激动头部内分泌中心，引起激素的分泌，促进卵巢的发育。卵巢发育与精子存在不存在沒有关系。

6. 摘去最后腹神經节或割断腹中央神經索对交尾、卵巢发育无影响。但最后腹神經节似支配雌蝗产卵动作。交尾动作是刺激全身感受器，再传入体内而激动内分泌中心。

参　考　文　献

[1] 郭郛：1956．东亚飞蝗 (*Locusta migratoria manilensis*, Meyen) 的生殖。昆虫学报，6：145—168。
[2] ——：1957．咽側体对东亚飞蝗生殖的作用。科学通报 (1)：18。
[3] 罗祖玉等：飞蝗交尾的的拖持动作在生理上的效应(未发表)。
[4] Altamann, G.: 1950. Ein Sexualwirkstoff bei Honigbienen. *Z. Bienenforsch.* 1: 24—32. (未見原著)
[5] Bodenstein, D.: 1946. Developmental relations between genital ducts and gonads in Drosophila. *Biol. Bull.* 91: 288—294.
[6] ————: 1953. Studies on the humoral mechanisms in growth and metamorphosis of the cockroach, *Periplaneta americana*. III. Hormonal effects on metabolism. *Biol. Bull.* 124: 104—115.
[7] ————: 1953. The role of hormones in moulting and metamorphosis. Insect physiology (K. D. Roeder): 879—931.
[8] ————: 1954. Endocrine mechanism in the life of insects. Recent progress in hormone research. 10: 157—182.
[9] Buddenbrock, W. v.: 1950. Vergleichende Physiologie. Bd. IV. Hormone: 420—463.
[10] Chauyin, R.: 1949. Physiologie de L'Insecte. (中譯本)
[11] Hamasaki, S.: 1932. On the effect of castration in the silkworm, *Bombyx moir*. *Proc. Imp. Acad. Tokyo.* 8: 267—270.
[12] Hanström, B.: 1939. Hormones in invertebrates.
[13] Imms, A. D.: 1957. A general textbook of entomology.
[14] Norris, M. J.: 1954. Sexual maturation in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) with special reference to the effect of grouping. *Anti-locust Bull.* 18.
[15] Pfeiffer, I. W.: 1945. Effect on the corpora allata on the metabolism of adult female grasshopper. *J. exp. Zool.* 99: 183—233.
[16] Pflugfelder, O.: 1952. Entwicklungsphysiologie der Insekten.
[17] Rempel, J. K.: 1940. Intersexuality in chironomidae induced by nematode parasitism. *J. exp. Zool.* 84: 261—289.
[18] Scharrer, B.: 1948. Hormones in insects. The hormones (Pincus, G. & K. Thiamann). 125—158.
[19] ————: 1953. Comparative physiology of invertebrate endocrines *Ann. Rev. Physiol.* 15: 457—472.
[20] Wigglesworth, V. B.: 1950. The principles of insect physiology.
[21] ————: 1954. The physiology of insect metamorphosis.

STUDIES ON THE REPRODUCTION OF THE ORIENTAL MIGRATORY LOCUST: THE PHYSIOLOGICAL EFFECTS OF CASTRATION AND COPULATION

Quo Fu

(Institute of Entomology, Academia Sinica)

The extirpation of gonads of the oriental migratory locust (*Locusta migratoria manilensis* Meyen) in the 5th instar nymphs or newly emerged adults would cause no effect on the sexual behavior of either the male or female insects. The castrated males were observed to gain in body weights in a manner quite similar to that of the controls; but the castrated females differed from the controls by becoming heavier. This indicates that the physiological sexual significance actually existed in both the castrated sexes.

The sexual accessory glands of the adult locust after gonadectomy were observed to grow normally; their development seemed to be under the direct control of the endocrine system. When the virgin female adults copulated with the castrated males, the periods of pre-oviposition were greatly shortened as compared with the parthenogenetic females. The hatchability of the eggs they laid was greatly increased, though the hoppers hatching from these eggs were all females (a case of thelytoky). The result of the experimental work indicated that the mere action of mating provided a stimulus to the female insect, which would activate the endocrine system to mobilize the reserve stored in the fat bodies and to promote the development of the ovaries. The stimulus seemed to arise from the embracing and copulatory actions and was received by the female insects through the sense organs distributed diffusely on the body surface.

Extirpation of the terminal abdominal nerve ganglion and severance of the ventral nerve cord would not effect the development of the ovaries after copulation. This provided the evidence that the stimulus of copulation was not transmitted via the nerve cord. When the terminal abdominal nerve ganglion was extirpated, however, the female insect would not lay eggs, and the ripened eggs remained in the ovaries and were finally reabsorbed.